



TITLE:

格子モデルのパターン解析(第2回 生物数学の理論とその応用)

AUTHOR(S):

佐藤, 一憲

CITATION:

佐藤, 一憲. 格子モデルのパターン解析(第2回生物数学の理論とその応用). 数理解析研究所講究録 2006, 1499: 30-36

ISSUE DATE:

2006-07

URL:

<http://hdl.handle.net/2433/58401>

RIGHT:

格子モデルのパターン解析

静岡大学・工学部 佐藤一憲 (Kazunori Sato)
Faculty of Engineering, Shizuoka University

概要

この論文では、格子モデルによって生成されるパターンに関する2つの話題を紹介する。1番目の話題として、2個体が接触することによってはじめて繁殖することを有性生殖と考えたとき、その個体群のしたがうダイナミクスについて、ペア近似による解析をおこなう。2番目の話題として、どの生物種も出生や死亡において有利でも不利でもない、中立的な群集を考えたとときに、面積を広げていくとそこに含まれる種数がどのように変化するか、という問題（種数面積曲線）と関連して、種多様度指数と面積の間に成り立つ関係を考察する。

1 有性生殖個体群のダイナミクス

Noble (1992) や Neuhauser (1994) によって導入された1次元格子空間上における有性生殖個体群のモデルについて、ペア近似によって得られる定性的な結果を平均場近似のそれと比較する。

もともと2次元格子空間上の有性生殖個体群のモデルは、自己触媒反応のモデルとして Dickman & Tomé (1991) によって導入された。このモデルの解析は Chen (1992), Durrett (1986, 1999), Durrett & Neuhauser (1994) によっておこなわれてきた。Noble (1992) と Neuhauser (1994) は、1次元格子空間上の有性生殖個体群のモデルとして、すばやく拡散する場合と、広い範囲で相互作用する場合について、それぞれ解析をおこなっている。

ここで考える有性生殖個体群のモデルとは以下のようなものである。このモデルに対応する具体的な生物種の例を挙げることは難しいが、単独では繁殖できずに、そばにいる他個体がいてはじめて繁殖することができるので、自家不和合性を抽象化したモデルとして考えることができるかもしれない。

$\epsilon\xi_t$ を $\epsilon\mathbb{Z}$ 上での無限粒子系として考えよう。すなわち、単位空間のサイズを ϵ として無限の大きさをもつ1次元格子空間上での、時刻 t における状態とする。特に、すべての格子点の状態が“+”で占められている初期条件から出発する場合を $\epsilon\xi_t^+$ と表現することにするが、この場合にはプロセスの吸引力により、自明でない平衡状態について議論できることが保障されている。

$\epsilon\xi_t(x)$ は“+”あるいは“0”のいずれかの値をもつが、これは時刻 t での格子点 x が“個体によって占有されている状態”あるいは“空いている状態”に、それぞれ対応している。そして各個体は一定の遷移率で死亡する。また、空き地は隣り合っている最近接格子点と第

2近接格子点のペアの格子点がどちらも“+”であるときに“+”に遷移する。ただし、このような“++”のペアは左右それぞれにあるが、遷移率は、その“++”ペアの個数に比例する。適当な時間スケールを取ることによって、死亡率を1とし、1ペア当たりの繁殖率を $b/2$ とおくことができる。

ここでは、次のような確率を考えることにしよう：

$$\rho_{\sigma_{-m}, \dots, \sigma_{-1}, \underline{\sigma_0}, \sigma_1, \dots, \sigma_n}(t) = P\{\epsilon \xi_t^+(x + k\epsilon) = \sigma_k \text{ for } -m \leq k \leq n\}.$$

ただし、 $\sigma_k \in \{0, +\}$ ($-m \leq k \leq n$) であり、下線は注目している格子点である。また、存続のための臨界繁殖率を

$$b_c(\epsilon) = \inf\{b : \epsilon \xi_t^+ \text{ survives}\}.$$

と定義する。格子点が状態“+”である確率のダイナミクスは以下のようになる：

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt}\rho_{\pm} &= -\rho_{\pm} + \frac{b}{2}\rho_{++0} + \frac{b}{2}\rho_{0++} \\ &\quad + \frac{1}{2}\epsilon^{-2}(\rho_{0+} - \rho_{0\pm} + \rho_{+\underline{0}} - \rho_{\pm 0}) \\ &= -\rho_{\pm} + \frac{b}{2}\rho_{++0} + \frac{b}{2}\rho_{0++}. \end{aligned}$$

遷移ルールの対称性から $\rho_{++0} = \rho_{0++}$ であることに注意しよう。また、平行移動不変性から下線を省略することにする。したがって、次のようなダイナミクスを考えればよい：

$$\frac{d\rho_+}{dt} = -\rho_+ + b\rho_{++0}. \quad (1)$$

第1項は個体の死亡に、第2項は隣り合った2個体からの繁殖を表している。

まず、このダイナミクスに対する平均場近似を復習しておこう (Noble, 1992)。平均場近似では、3点間での相互作用は、その空間的な配置にはよらずに、ランダムに起こるものと仮定する：

$$\rho_{\sigma\sigma'\sigma''} \simeq \rho_{\sigma}\rho_{\sigma'}\rho_{\sigma''}.$$

したがって、(1)に対応するダイナミクスは

$$\begin{aligned} \frac{d\rho_+}{dt} &= -\rho_+ + b\rho_+^2\rho_0 \\ &= -\rho_+ + b\rho_+^2(1 - \rho_+) \end{aligned} \quad (2)$$

となる。ただし、 $\rho_0 = 1 - \rho_+$ は格子点が状態0である確率を表す。

(2) 式を解くことによってやや複雑な解を得ることができるが、いまはその ω -極限だけを考えることにしよう。初期条件を $\rho_+(0) > 0$ とした場合に、

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \rho_+(t) = \begin{cases} 0 & \text{if } b < 4, \\ \frac{1}{2} & \text{if } b = 4, \\ \rho_f & \text{if } b > 4 \text{ and } \rho_+(0) > \rho_c, \\ \rho_c & \text{if } b > 4 \text{ and } \rho_+(0) = \rho_c, \\ 0 & \text{if } b > 4 \text{ and } \rho_+(0) < \rho_c \end{cases}$$

となる。ただし、 $\rho_c = \frac{1-\sqrt{1-4/b}}{2}$, $\rho_f = \frac{1+\sqrt{1-4/b}}{2}$ とする。ここで、 $b > 4$ の場合には初期条件によって異なることを示しているが、もともとのプロセスのダイナミクスにはこのような初期条件の依存性はない (Noble, 1992)。また、近似のために臨界繁殖率も正確な値ではない。さらに、 $b = 4$ で不連続になっている。このように、平均場近似は、ダイナミクスのいくつかの特徴を正しく捉えることができない。そこで、以下では、ペア近似によるダイナミクスを考えることにする。

ペア (++) に対する確率のダイナミクスは、次のように与えられる：

$$\frac{d\rho_{++}}{dt} = -2\rho_{++} + b\rho_{++0} + b\rho_{++0+} - \frac{1}{\varepsilon^2}\rho_{++0} + \frac{1}{\varepsilon^2}\rho_{++0+}. \quad (3)$$

ここで、条件付き確率 q を導入しよう (Matsuda *et al.*, 1992)。たとえば、 $q_{\sigma/\sigma'\sigma''}$ は、最近接格子点が σ' で、第2近接格子点が σ'' であるという条件のもとで、注目している格子点が σ である確率として定義しよう。このように、“/” の右側の条件は、注目している格子点から見たときの配置も表している。

ペア近似では、最近接格子点からの影響に比べると、それ以上離れた格子点からの影響は無視できるほどに小さいと考えて、次式を仮定する：

$$\rho_{\sigma\sigma'\sigma''} = \rho_{\sigma\sigma'}q_{\sigma''/\sigma'\sigma} \simeq \rho_{\sigma\sigma'}q_{\sigma''/\sigma'}$$

かつ

$$\rho_{\sigma\sigma'\sigma''\sigma'''} = \rho_{\sigma\sigma'\sigma''}q_{\sigma'''/\sigma''\sigma'} \simeq \rho_{\sigma\sigma'}q_{\sigma''/\sigma'}q_{\sigma'''/\sigma''}.$$

2つの変数 ρ_+ と $q_{+/+}$ だけを使ってダイナミクスを表現するために、次の関係式も用いる：

$$\begin{aligned} \rho_{++} &= \rho_+q_{+/+}, \\ q_{0/+} &= 1 - q_{+/+}, \\ q_{+/0} &= \frac{\rho_+(1 - q_{+/+})}{1 - \rho_+}. \end{aligned}$$

以上より、(1) 式および (3) 式は、ペア近似によって次のように近似される：

$$\begin{cases} \frac{d\rho_+}{dt} = -\rho_+ + b\rho_+q_{+/+}(1 - q_{+/+}), \\ \frac{d\rho_{++}}{dt} = -2\rho_+q_{+/+} + b\rho_+q_{+/+}(1 - q_{+/+}) + b\rho_+q_{+/+}(1 - q_{+/+})\frac{\rho_+(1 - q_{+/+})}{1 - \rho_+} \\ \quad - \frac{1}{\varepsilon^2}\rho_+q_{+/+}(1 - q_{+/+}) + \frac{1}{\varepsilon^2}\rho_+(1 - q_{+/+})\frac{\rho_+(1 - q_{+/+})}{1 - \rho_+}. \end{cases} \quad (4)$$

ここで

$$\frac{dq_{+/+}}{dt} = \frac{d(\rho_{++}/\rho_+)}{dt} = -\frac{\rho_{++}}{\rho_+^2} \frac{d\rho_+}{dt} + \frac{1}{\rho_+} \frac{d\rho_{++}}{dt}$$

に注意し (Harada & Iwasa, 1994), $x = \rho_+$, $y = q_{+/+}$ とおくと、(4) 式は以下のようなになる：

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = -x + bxy(1 - y), \\ \frac{dy}{dt} = -y + by(1 - y)^2 + \frac{bxy(1 - y)^2}{1 - x} - \frac{1}{\varepsilon^2}y(1 - y) + \frac{1}{\varepsilon^2} \frac{x}{1 - x}(1 - y)^2. \end{cases} \quad (5)$$

すばやく拡散する場合 ($\varepsilon \rightarrow 0$) には, (5) 式の平衡状態は次式の解として与えられる:

$$\begin{cases} -x + bxy(1-y) = 0, \\ -y + \frac{x}{1-x}(1-y) = 0. \end{cases}$$

したがって, 平均場近似での平衡状態と同様に, $x = y = 0$, $x = y = \rho_c$ または $x = y = \rho_f$ となる.

一方, 拡散がない場合 ($\varepsilon \rightarrow \infty$) には, ペア近似によるダイナミクスは以下のように表現される:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = x[by(1-y) - 1], \\ \frac{dy}{dt} = \frac{y[b(1-y)^2 - 1 + x]}{1-x}. \end{cases} \quad (6)$$

ここで, $x = \rho_+$ と $y = q_{+/+}$ は確率なので, 上記のダイナミクスは次の正不変の領域に制限されることに注意しよう:

$$\Omega = \left\{ (y, x) \mid 0 \leq y \leq 1, 0 \leq x \leq \frac{1}{2-y} \right\} \setminus \{(1, 1)\}.$$

また, 正の領域

$$\Omega_+ = \left\{ (y, x) \mid 0 < y \leq 1, 0 < x \leq \frac{1}{2-y} \right\} \setminus \{(1, 1)\}$$

も定義しておく. (6) 式は次の3つの平衡点をもつ:

$$\begin{aligned} E_{00} &: (y_0, x_0) = (0, 0), \\ E_{+0} &: (y_1, x_1) = \left(1 - \frac{1}{\sqrt{b}}, 0 \right), \\ E_{++} &: (y_2, x_2) = \left(\frac{1 + \sqrt{1 - 4/b}}{2}, \frac{b\sqrt{1 - 4/b}(1 - \sqrt{1 - 4/b})}{2} \right). \end{aligned}$$

自明な平衡点 E_{00} はすべての $b > 0$ に対して存在する. $0 < b \leq 1$ の場合には, E_{00} は唯一の平衡点であり, Ω に関して大域的に安定である. $1 < b < 4$ の場合には, E_{+0} も平衡点となるが, E_{00} は鞍点で, E_{+0} は $\Omega_+ \cup \{(y, 0) \mid 0 < y \leq 1\}$ に関して大域的に安定になる. $b \geq 4$ の場合には, 内部平衡点 E_{++} も存在して, E_{++} は Ω_+ に関して大域的に安定となる. これらの大域的安定性は, Butler-McGehee の補題, Poincaré-Bendixson の定理, Dulac の判別法を用いて示すことができる (Smith & Waltman, 1995).

したがって, ペア近似によって得られた ω -極限は, 平均場近似のような初期条件の依存性はなく, 臨界繁殖率における不連続性も見られない. しかし, 近似のために, 臨界繁殖率はシミュレーションで予想される値よりも小さい値になっている.

2 種数面積曲線における空間構造の効果

Preston (1962) が指摘しているように、同一面積における種数のデータを考える場合に、大面積に生息している群集から抽出されたものなのか、それとも、たとえば島のように孤立している小面積の群集から得られたものなのかによって、種数面積曲線の捉え方が異なってくる。また、種数の代わりに種多様度指数を使うことが有効な場合もある。ここでは、中立群集の格子モデルを用いて、種多様度指数-面積曲線の理論的な考察をおこなう。

種数面積曲線の格子モデルとして、Durrett & Levin (1996) による突然変異のある多状態投票者モデルが考えられている。 \mathbb{Z}^2 上の無限粒子系モデルとして、以下のルールにしたがうものとする：

- (i) 各格子点の状態は $w \in (0, 1)$ である。
- (ii) 状態 w は、遷移率 1 で最近接格子点のいずれかの状態に等確率で遷移する。
- (iii) 状態 w は、遷移率 α で、存在していない新しい状態 $w' \in (0, 1)$ に遷移する。

Durrett & Levin (1996) では、 $\alpha \rightarrow 0$ の極限において、種数と適当にスケールされた面積の間の関係に関する漸近挙動が示されていて、そのときのベキ指数が数値的に求められている。

ここでは、有限サイズの格子空間における種多様度指数と面積の間の関係について考えてみよう。ただし、単位面積当たりの密度は一定であるとして、個体数が面積に比例するものと仮定する。いま、 f_{ij} を x 軸方向に距離 i だけ、 y 軸方向に距離 j だけ離れた位置にある 2 個体が同一種である確率とする。また、 x 軸方向のサイズを N_1 、 y 軸方向のサイズを N_2 、 $N = N_1 \times N_2$ を総面積、 u を集団外からの侵入確率（あるいは突然変異率）とする。まず、集団内での置換を最近接格子点だけに限った場合には、

$$\begin{cases} \frac{df_{ij}}{dt} = -\frac{2}{N}f_{ij} + \frac{2}{N}(1-u)\frac{f_{i-1,j} + f_{i+1,j} + f_{i,j-1} + f_{i,j+1}}{4}, \\ f_{00} = 1 \end{cases} \quad (i = 0, \dots, N_1 - 1; j = 0, \dots, N_2 - 1; (i, j) \neq (0, 0))$$

という漸化式が成り立つ。つまり、第 1 項は (i, j) だけ離れた 2 個体のどちらかが置き換わることに対応し、第 2 項は最近接格子点から置き換わることを表している。平衡状態における種多様度指数は

$$\bar{f}_1 = \frac{1}{N} + \frac{1}{N} \frac{(1-u)(1-uq)}{u\{1 + (1-u)q\}}$$

を用いて、 $D_1 = 1/\bar{f}_1$ となる。ただし、

$$q = \frac{\left[\frac{N_1}{2}\right] \left[\frac{N_2}{2}\right]}{\sum_{k=0}^{\left[\frac{N_1}{2}\right]} \sum_{\ell=0}^{\left[\frac{N_2}{2}\right]} \frac{\mu_{k\ell}}{\{1 - (1-u)\mu_{k\ell}\} \|\mathbf{e}_{k,N_1}\|^2 \|\mathbf{e}_{\ell,N_2}\|^2}}$$

$$\begin{aligned}\mu_{k\ell} &= \frac{\cos \frac{2\pi k}{N_1} + \cos \frac{2\pi \ell}{N_2}}{2} \\ \mathbf{e}_{k,N_1} &= \left(1, \cos \frac{2\pi k}{N_1}, \dots, \cos \frac{2\pi i k}{N_1}, \dots, \cos \frac{2\pi(N_1-1)k}{N_1}\right) \\ \mathbf{e}_{\ell,N_2} &= \left(1, \cos \frac{2\pi \ell}{N_2}, \dots, \cos \frac{2\pi j \ell}{N_2}, \dots, \cos \frac{2\pi(N_2-1)\ell}{N_2}\right)\end{aligned}$$

とする。一方、集団内での置換が、どの個体からも等しい確率で起こる場合には、

$$\begin{cases} \frac{df_{ij}}{dt} = -\frac{2}{N}f_{ij} + \frac{2}{N}(1-u)\frac{\sum_{(k,\ell) \neq (i,j)} f_{k,\ell}}{N-1}, \\ f_{00} = 1 \end{cases} \quad (i=0, \dots, N_1-1; j=0, \dots, N_2-1; (i,j) \neq (0,0))$$

という漸化式が成り立ち、この場合には、第2項は集団内のすべての格子点から置き換わる可能性があることを表している。平衡状態における種多様度指数は

$$\bar{f}_2 = \frac{1}{N} + \frac{N-1}{N} \frac{1-u}{1-u+(N-1)u}$$

を用いて、 $D = 1/\bar{f}_2$ となる。

これらの平衡状態を用いて、たとえば、 $u/(1-u) = 0.01$, $N_1 = N_2$ として、孤立群集と抽出群集について、種多様度指数-面積の関係を表すと、 D_1 では両者には大きな違いは見られないが、 D_2 では抽出群集の方が孤立群集に比べて非常に早く最大種数に到達してしまうことがわかる。このことは、同一種が固まっているか、あるいは、ばらばらに存在しているかという、群集の示す空間パターンの違いに起因していると考えられる。

参考文献

- Chen, H.N. (1992). On the stability of a population growth model with sexual reproduction on \mathbf{Z}^2 . *Ann. Probab.* **20**: 232-285.
- Dickman, R. & Tomé, T. (1991). First-order phase transition in a one-dimensional nonequilibrium model. *Phys. Rev. A* **44**: 4833-4838.
- Durrett, R. (1986). Some peculiar properties of a particle system with sexual reproduction. In: *Lecture Note in Mathematics* **1212** (Tăutu, P. ed.) pp.106-111. New York: Springer.
- Durrett, R. (1999). Stochastic spatial models. *SIAM Review* **41**: 677-718.
- Durrett, R. & Levin, S. (1996). Spatial models for species-area curves. *J. theor. Biol.* **179**: 119-127.

- Durrett, R. & Neuhauser, C. (1994). Particle systems and reaction-diffusion equations. *Ann. Probab.* **22**: 289–333.
- Harada, Y. & Iwasa, Y. (1994). Lattice population dynamics for plants with dispersing seeds and vegetative propagation. *Res. Popul. Ecol.* **36**: 237–249.
- Harris, T.E. (1974). Contact interactions on a lattice. *Ann. Probab.* **2**: 969–988.
- Liggett, T.M. (1999). *Stochastic Interacting Systems: Contact, Voter and Exclusion Processes*. Berlin: Springer.
- Matsuda, H., Ogita, N., Sasaki, A. & Sato, K. (1992). Statistical mechanics of population: the Lotka-Volterra model. *Prog. Theor. Phys.* **88**: 1035–1049.
- Neuhauser, C. (1994). A long range sexual reproduction process. *Stoch. Proc. Appl.* **53**: 193–220.
- Noble, C. (1992). Equilibrium behavior of the sexual reproduction process with rapid diffusion. *Ann. Probab.* **20**: 724–745.
- Preston, F.W. (1962). The canonical distribution of commonness and rarity: Part II. *Ecology* **43**: 410–432.
- Smith, H.L. & Waltman, P. (1995). *The Theory of the Chemostat*. Cambridge: Cambridge University Press.